Pedobiologia, Bd. 18, S. 426—433 (1978)

Československá Akademie Věd, Entomologický ústav
[Entomologisches Institut der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften] Praha

Pedozootische Sukzessionen während der Entwicklung von Ökosystemen[1])

J. Rusek

Mit 5 Abbildungen

Botaniker haben als erste die langsamen Veränderungen der Pflanzenassoziationen beachtet und gründlich studiert; von ihnen stammt auch der Begriff „Sukzession". Die wichtigsten Arbeiten über die Sukzession, in denen auch alle theoretischen Aspekte behandelt wurden, stammen von Clements (1916), Tansley (1929), Whittaker (1953) und einigen anderen Autoren. Nach diesen Verfassern ist eine Sukzession eine progressive, lang dauernde und irreversible Veränderung von Pflanzengesellschaften, eine Entwicklung von einfachen über kompliziertere zu den Klimaxgesellschaften. Die Klimaxgesellschaften stellen das Endstadium einer Sukzessionsreihe dar und sind nicht nur durch klimatische, sondern auch durch edaphische und topische Verhältnisse des Standortes bedingt (Whittaker 1953, Moravec 1969). Der Sukzessionsprozeß beginnt mit einer Initialphase; sie wird durch eine Selektion fortgesetzt, während der sich mehrere Übergangsgesellschaften langsam abwechseln. Der ganze Prozeß wird mit einer oder mehreren Klimaxgesellschaften beendet. Die einzelnen Sukzessionsstufen wurden als Serie bezeichnet (Clements 1916). Die Klimax-Endstadien sind vollkommen den klimatischen, edaphischen und topischen Gegebenheiten des Standortes angepaßt, so daß eine Invasion von weiteren Elementen aus anderen Assoziationen unmöglich ist. Zur Veränderung einer Sukzessionsstufe in eine weitere kommt es während der Sukzession nicht plötzlich. Die Arten der ursprünglichen Stufe werden schrittweise durch neue Arten ersetzt, welche die Veränderungen des Standortes während der Sukzession besser ausnützen können.

Es wird zwischen primären und sekundären Sukzessionen unterschieden. Die primäre Sukzession beginnt an Felsen, auf Schutt, Moränen, Sanddünen usw. oder auch im Wasser (hydrische Serie). Sekundäre Sukzessionen beginnen in bloßgelegten Böden, z. B. nach Bränden, Windbrüchen, Kahlschlag usw. Primäre und auch sekundäre Sukzessionen können anthropogen beeinflußt sein oder auch nicht.

In einer späteren Phase der Sukzessionsforschung haben die Botaniker der Abhängigkeit der Bodenentwicklung von den Sukzessionsstufen der Pflanzendecke Aufmerksamkeit gewidmet (Braun-Blanquet und Jenny 1926, Pallmann und Hafter 1933). Pallmann (1943) schreibt z. B.: „Die Böden entwickeln sich gleichzeitig mit der ihnen angepaßten Vegetation, diese Entwicklung wird vorwiegend durch das Klima und den Gesteinschemismus Sesteuert." Auf Grund des Studiums der Bodenmikrostruktur hat Kubiëna ein neues rystem der Bodentypen und der Humusformen formuliert und hat auch einige Sukzessionsgeihen der Bodentypen beschrieben (Kubiëna 1948, 1953). Den Zusammenhängen zwischen Pflanzensukzession und Bodentypenentwicklung wurde auch die zusammenfassende Arbeit von Moravec (1969) gewidmet. Kubiëna (1949), Kühnelt (1958) und Kubíková and Rusek (1977) haben die Entwicklung der Bodenmikrostruktur und die Sukzession der Bodentiere während der Sukzession von Rendzina-Böden studiert. In diesen Arbeiten wurde die

1) Beitrag zur Arbeitstagung „Zootische Parameter von Boden-Ökosystemen" (Görlitz 18. bis 20. 04. 1977).

Abhängigkeit zwischen bestimmten Bodentiertypen und einzelnen Sukzessionsstufen der Rendsinaböden festgestellt. Die Abhängigkeit ganzer Assoziationen bestimmter Tiergruppen von einzelnen Pflanzengesellschaften konnte z. B. an Hand einiger Arbeiten über die Collembola gezeigt werden (MURPHY 1955, BÖDVARSSON 1966, RUSEK and KUBÍKOVÁ 1976 u. a.). Auch die epigäische und atmobiotische Tierwelt ist mit den einzelnen Sukzessionsstufen verbunden (z. B. JANETSCHEK 1949, PENTH 1952, LACK 1951).

Die Sukzession der Bodentypen (Rendsinen) und der Bodentiere verläuft nach KUBIËNA (1948) in der Xeroserie wie folgt: In Nischen und Vertiefungen auf dem nackten Fels, wo es etwas feuchter ist als auf den glatteren Flächen, keimen Algen, später Flechten und Moose aus. Die ersten Tiere, die diese Flächen besiedeln, sind Protozoen, Nematoden, Rotatorien und Tardigraden. Die Moospolster und Flechten, die in der zweiten Sukzessionsphase dominieren, ermöglichen den Mikroarthropoden — den Collembolen und Oribatiden — in die Sukzessionsreihe einzudringen. Die Exkremente der Mikroarthropoden bilden durch ihre Anhäufung eine Bodenschicht, die langsam zunimmt und mächtiger wird; so wird die erste Stufe einer Bodentypenserie — die Protorendsina — gebildet. Die günstigeren klimatischen Verhältnisse in der 5—7 cm tiefen Schicht der Protorendsina ermöglichen weiteren Organismen — höheren Pflanzen, Diplopoden und einigen Insektenlarven und Enchytraeiden — in die Sukzessionskette einzudringen. Die Pflanzendecke schließt sich sodann und währenddessen wird durch die Tätigkeit der Bodenorganismen eine mullartige Rendsina gebildet. Diese entwickelt sich nur sehr langsam weiter. Unter Wald wird an manchen Stellen eine Moderrendsina durch eine vervielfältigte Assoziation von verschiedenen Makroarthropoden gebildet. Später, oder an günstigeren Orten, wird direkt aus der mullartigen Rendsina durch die Tätigkeit der Lumbriciden eine Mullrendsina gebildet. Auch auf saurem Muttergestein folgt die Sukzession der Bodentiere und die Entwicklung der Bodenmikrostruktur dem oben beschriebenen Beispiel; die einzelnen Assoziationen (bzw. das Artspektrum) sind aber unterschiedlich (RUSEK, unveröffentlicht).

Die Sukzession der Bodentiere weist während der Sukzession der Pflanzengesellschaften und der Bodentypen aber eine Reihe von weiteren Gesetzmäßigkeiten auf (wie es aus unseren Untersuchungen und aus der Analyse der öko-physiologischen Eigenschaften verschiedener Edaphobionten, die in die Sukzession eingereiht sind, hervorgeht).

In dem ersten Sukzessionsstadium — in der Initialphase — wird das Mineralsubstrat durch die Mikroflora und die Mikrofauna besiedelt. Es ist beachtenswert, daß es eigentlich aquatische Bodentiere aus den Gruppen Protozoa, Nematoda, Rotatoria und Tardigrada sind, die die xerische Sukzessionsreihe beginnen. Die mikroklimatischen Verhältnisse sind auf den Felsen sehr extrem, die Temperatur kann z. B. über 60 °C erreichen, sie schwankt auch im Tagesverlauf sehr stark und fällt während des Winters weit unter 0 °C. Nur die Mikrofauna ist solchen Bedingungen hinreichend angepaßt. Ungünstige Kälte- und Trockenperioden werden durch diese Tiere im anabiotischen Zustand überdauert. Nach Regen werden die Vertreter der Mikrofauna sehr rasch wieder aktiv und können so jede kurze, für sie günstige Periode durch hohe Aktivität ausnützen.

Nach der Mikrofauna kommen Mikroarthropoden in die Sukzessionskette, also Vertreter der Bodenmesofauna. Es handelt sich dabei um spezialisierte, xerophile Arten, die die großen Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen des „Proto"-Bodens[1]) nicht nur überleben, sondern sich hier auch vermehren können. Sie haben verschiedene morphologische und physiologische Anpassungen ausgebildet. Einige Arten überdauern die ungünstige Periode des Jahres im Eistadium, andere Mikroarthropoden können sogar in eine Anabiose fallen. Alle Arten dieser Serie sind dunkel pigmentiert und besitzen ein stark granuliertes Integument oder sind dicht mit Borsten oder Schuppen bedeckt. Es handelt sich ausschließlich um hemiedaphische und epigäische Arten, die diese ersten Stadien des „Proto"-Bodens besiedeln und bilden. Die euedaphischen Arten kommen erst während der späteren Entwicklungsstadien der „Proto"-Böden vor, nachdem sich eine mehrere Zentimeter starke

1) Gemeint sind hier die terrestrischen A-C-Böden „Proto-Ranker" und „Proto-Rendsina" und nicht der subhydrische A-G-Boden „Protopedon".

Humusschicht angesammelt hat. Die größte Aktivität ist hier auf den Frühling, den Herbst und teilweise auch auf die Wintermonate beschränkt, während die Feuchtigkeit im Substrat die Lebensvorgänge begünstigt. Durch ihre Lebenstätigkeit (vor allem durch Konsumption und Defäkation) „bauen“ die Collembolen und Acarina eine Mikrostruktur des „Proto“-Bodens und verändern so die extremen Lebensbedingungen in weniger extreme, von xerothermen Bedingungen zu mehr gemäßigten. So ermöglichen sie eine Invasion der anspruchsvolleren Arten und ganzer ökologischer Gruppen von Bodentieren und höheren Pflanzen. Aus öko-physiologischen Gründen können die ersten Entwicklungsphasen der A-C-Böden (Protorendsina, Protoranker) von den empfindlicheren Collembolen und Acarinen oder von Gruppen wie z. B. Enchytraeiden oder Lumbriciden nicht besiedelt werden. Solche Tiere überleben hier nicht die Trockenperiode.

Wenn der A-C-Boden eine Tiefe von etwa 5—7 cm erreicht, wird er von einigen weiteren Bodentieren besiedelt (Diplopoden und Larven von einigen Insekten-Gruppen). Zugleich immigrieren auch weitere euedaphische Arten der Mesofauna und eine weitere wichtige Gruppe der Euedaphobionten — die Enchytraeiden. Durch die Tätigkeit dieser Tiere entsteht die Mikrostruktur des nachfolgenden Bodentypus (oder Subtypus) mit moderiger oder mullartiger Humusform. Die weitere Bodentypusentwicklung hängt von der nachfolgenden Invasion von Makro- oder Megaedaphobionten und von dem Gehalt an Ton-Ausgangssubstanzen im Muttergestein und von deren Transport im Boden ab. An einigen Waldstandorten stellt der Bodentypus mit Moder das Klimax-Stadium der Bodenentwicklung dar, an anderen, wo die Tätigkeit der Lumbriciden die Sukzession weiterbringt, entwickelt sich ein Bodentypus mit einer Mull-Humusform als Klimax.

Die Richtung der Sukzession der Bodentiere ist zunächst im wesentlichen (unabhängig vom Muttergestein) bis zur Stufe mit geschlossenem Grasbewuchs mehr oder weniger einheitlich (die Assoziationen der Pflanzen und Tiere sind aber unterschiedlich). Die Richtung der weiteren Sukzession hängt vom Muttergestein, von den topischen und klimatischen Bedingungen des Standortes ab.

In Abb. 1 ist die generelle Richtung der Sukzession der Bodentiere im Rahmen der gesamten Ökosysteme schematisch dargestellt. Die Initialphase fängt immer mit der Mikroflora und Mikrofauna und ohne Boden an. Auf die Initialphase folgt immer die Pionierphase mit Mikroflora, Flechten, Moosen, Mikrofauna und Mikroarthropoden und es wird ein „Proto“-Boden gebildet. Weiter läuft die Sukzession durch mehrere Entwicklungsstufen,

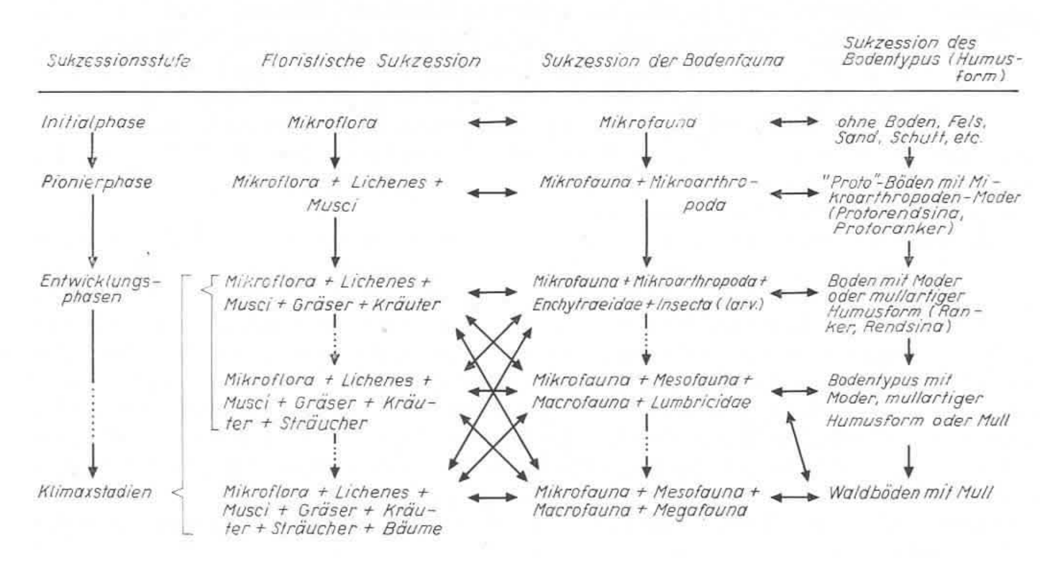


Abb. 1. Schematische Darstellung der Zusammenhänge zwischen der sukzessiven Bodenentwicklung und den biotischen Sukzessionen während der Entwicklung der Ökosysteme.

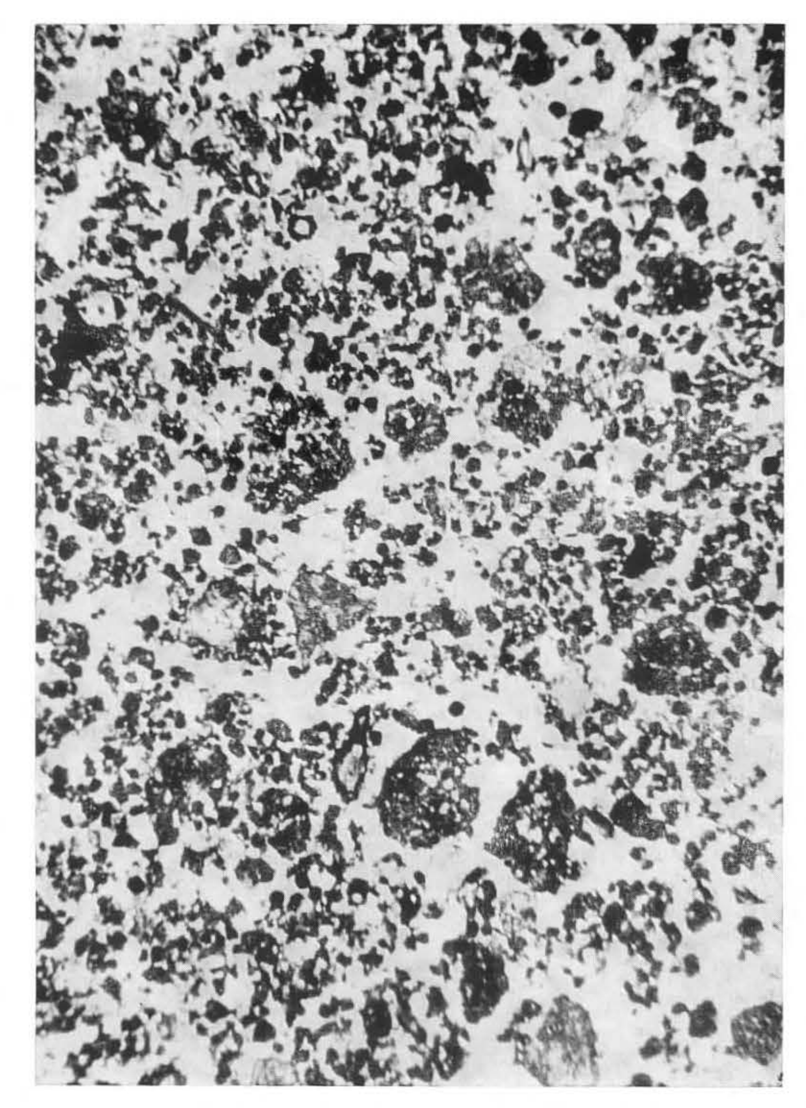


Abb. 2. Mikrostruktur von Mikroarthropodenmoder. Der größte Teil der Exkremente stammt von Collembolen und Oribatei. Vereinzelt größere Exkremente von juvenilen Diplopoden vorhanden. Bodendünnschliff von Protorendsina.

während deren sich die vertikale und horizontale Struktur der Ökosysteme entwickelt. In den Pflanzenassoziationen entstehen nach und nach einzelne Horizonte E_0, E_1, E_2 und E_3 und deren Subhorizonte. Die Gemeinschaften der Bodenfauna werden nicht nur artenreicher, sie bereichern sich auch um empfindlichere Lebensformtypen in der Richtung: Wasserbodentiere → Epigaion → Hemiedaphon → Euedaphon. Die Struktur der Gemeinschaften der Bodenfauna differenziert sich auch hinsichtlich der Größenklassen. Die Sukzession fängt mit der Mikrofauna an, dann kommt die Mesofauna in die Sukzessionskette hinzu, später die Makrofauna und die entwickeltsten Böden werden schließlich von Vertretern der Megafauna besiedelt. In der Entwicklung der Struktur der Bodenfauna können wir eine Parallele mit der Entwicklung der Horizonte und der Lebensformenstruktur der Pflanzendecke sehen.

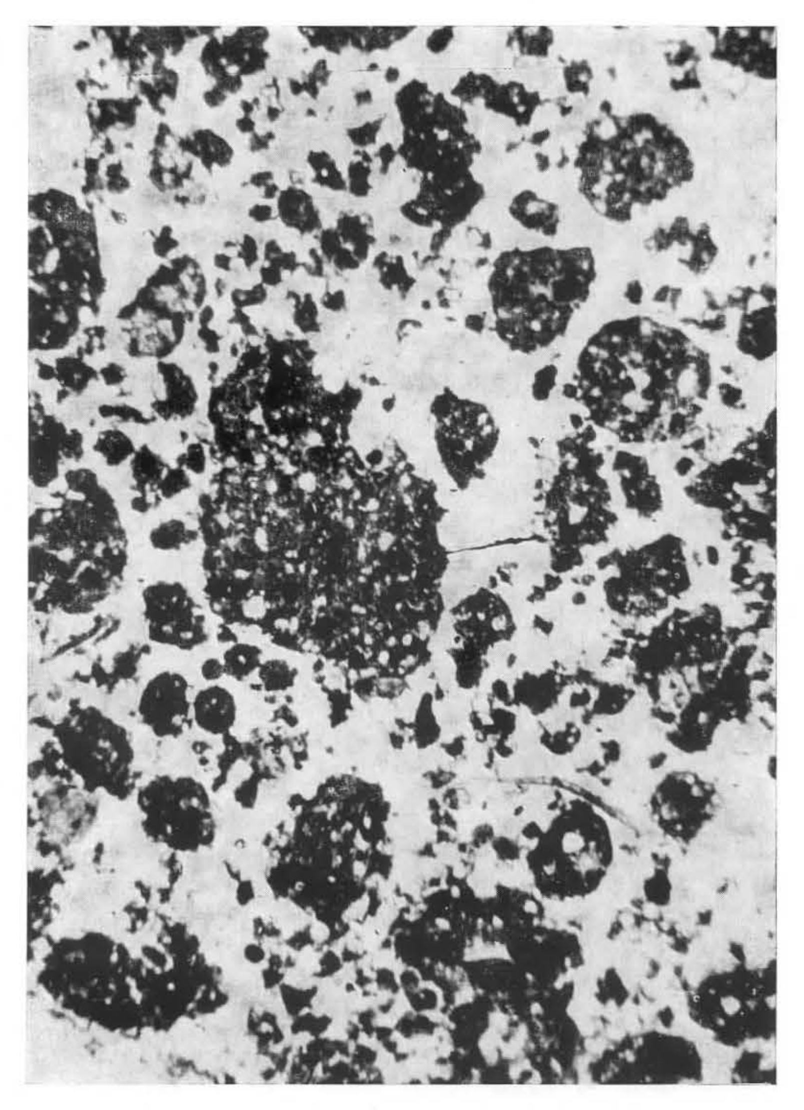


Abb. 3. Mikrostruktur von Moder. Die Exkremente stammen von Diplopoden, Isopoden, Dipteren-Larven, Enchytraeiden und Mikroarthropoden. Bodendünnschliff von Moderrendsina.

Die Pfeile im Schema der Abb. 1 zeigen, daß in manchen Fällen die einzelnen Entwicklungsstufen die Klimaxstadien sein können. Manchmal kann die Sukzession der Pflanzendecke weiter als die der Bodentiere und der Bodentypen gehen und umgekehrt (wie es auch durch die Pfeile dargestellt ist).

Die Entwicklung der Humusform hängt während der Sukzession direkt von der Tätigkeit der Bodenorganismen ab. Die erste Entwicklungsstufe stellt immer der Mikroarthropodenmoder dar (Abb. 2); er ist an die Pionierphase gebunden. Eine weitere Stufe stellt der Moder dar (Abb. 3), dann folgt in der Sukzessionsreihe der mullartige Moder (Abb. 4), dessen Mikrostruktur durch mehrere Bodentiergruppen geformt wird. Das höchste Entwicklungsstadium des Humus stellt der Mull dar (Abb. 5); er wird durch die Tätigkeit der Lumbriciden geformt.

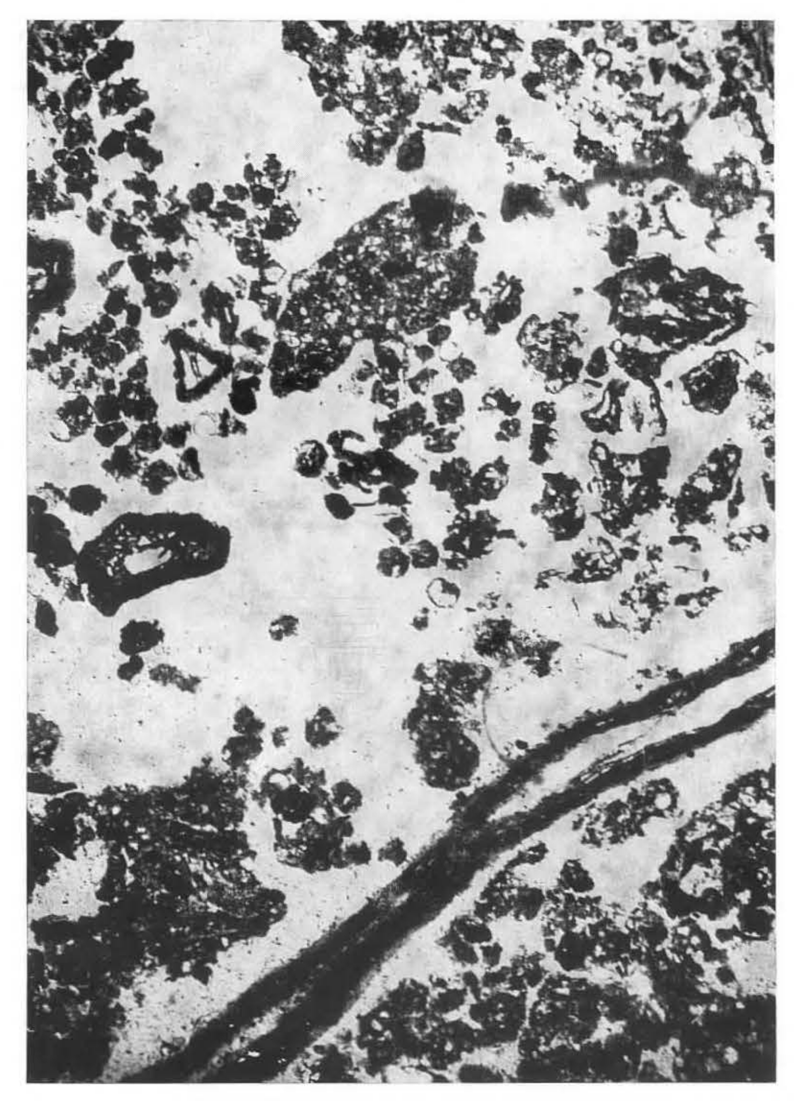


Abb. 4. Mikrostruktur von mullartigem Moder. Die Exkremente stammen von Enchytraeiden, Isopoden (obere) und Lumbriciden (unten). Bodendünnschliff von mullartiger Rendsina.

Die Sukzession von einzelnen Ökosystemkomponenten folgt nicht unabhängig voneinander. Die Sukzession der Pflanzendecke hängt von der Sukzession der Bodentypen und der Bodentiere ab, und umgekehrt, die Sukzession der Bodentiere wird von der Pflanzendecke und der Bodenentwicklung geprägt. Bei jeder Sukzession handelt es sich um die Sukzession von ganzen Ökosystemen, während der sich alle abiotischen und biotischen Komponenten dynamisch entwickeln und wechselseitig beeinflussen. Die Bodenfauna spielt während der Sukzession der Ökosysteme eine aktive Rolle. Durch ihre Tätigkeit sind die Bodentiere ein wichtiger Teil jedes Ökosystems, der die Sukzession aktiv fördert.

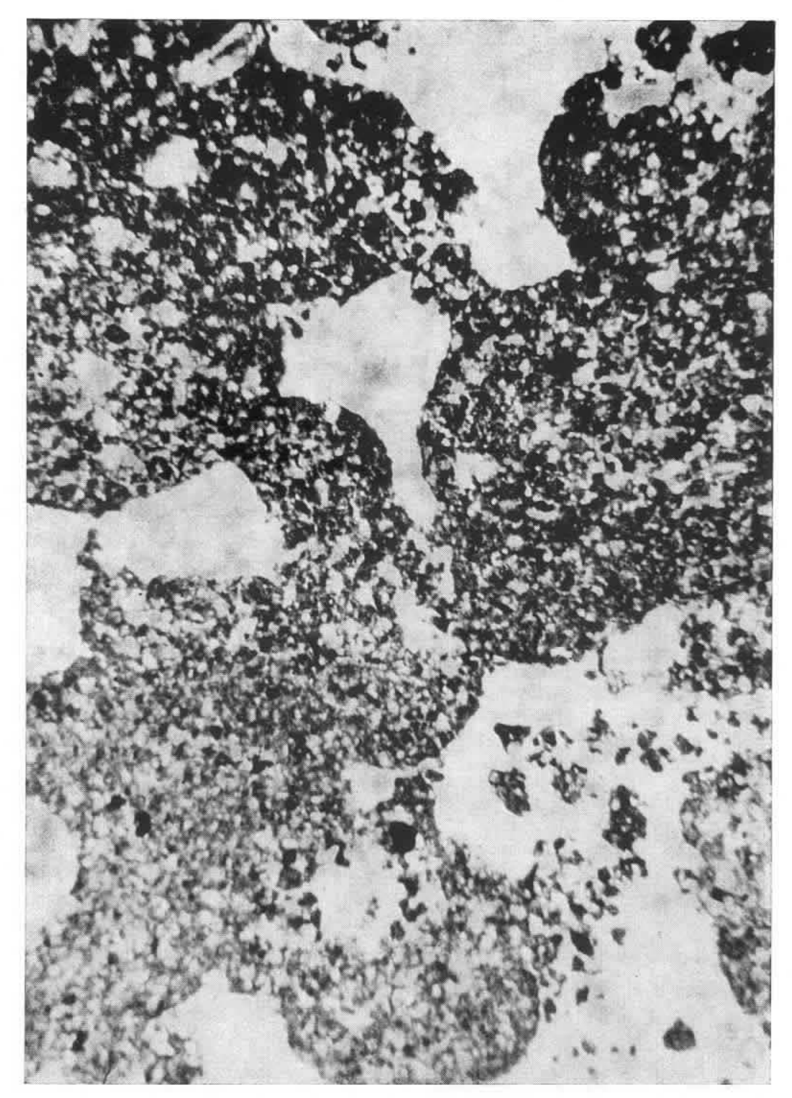


Abb. 5. Mikrostruktur von Mull. Dünnschliff von Lumbricidenexkrementen.

Zusammenfassung · Summary

Sukzessionen wurden von verschiedenen Spezialisten (Botanikern, Zoologen, Pedologen usw.) studiert. Schon früher wurde festgestellt, daß die Sukzession der Pflanzendecke mit der Bodenentwicklung einhergeht. Es ist auch bekannt, daß die Bodenentwicklung von bestimmten Bodentieren abhängt. In dieser Arbeit wird die xerische Sukzessionsreihe der Bodentiere näher behandelt und in ein allgemeines Bild der Sukzession der ganzen Ökosysteme eingeordnet. Die Sukzession der Bodentiere beginnt mit Bodenwassertieren, wird durch epigäische und hemiedaphische Bodentierarten fortgesetzt, aber schon in der Pionierphase dringen danach auch die ersten euedaphischen Arten in die Sukzessionsreihe ein. In den nächsten Entwicklungsphasen kommen zu der Bodenmikrofauna und den Mikroarthropoden im Laufe des Sukzessionsprozesses weitere wichtige euedaphische und hemiedaphische Gruppen hinzu, die gleichzeitig höhere Größenklassen der Bodenfauna (wie Meso-, Makro- und Megafauna) repräsentieren. Die Besiedlung mit bestimmten Tiergruppen hängt von dem Sukzessionsstadium ab. Tiergruppen, die erst in späteren Sukzessionsstadien vorkommen, können in den weniger entwickelten Stufen aus öko-physiologischen Gründen nicht leben. Die Bodentiere sind aktive Komponenten der Sukzession; sie ändern die Bodenmikrostruktur, die Humusform und damit den Bodentypus und fördern so die Sukzession. Das Phänomen der Sukzession umfaßt letztlich die fortschreitende Entwicklung ganzer Ökosysteme.

Succession of soil animals during ecosystem development

Succession has been studied by various specialists, e.g. botanists, zoologists, pedologists, and others. It has been found out that plant succession depends on the soil development. It is also known that the development of soil types depends on certain soil animals. The present paper deals in more detail with the xeric succession of soil animals in connection with the general picture of the whole ecosystem succession. The xeric succession of soil animals begins with water-fauna, continues with epigeic and hemiedaphic animals, and already during the more developed pioneer stage the first euedaphic species enter in the succession. Further significant euedaphic and hemiedaphic groups follow the microfauna and microarthropods. They represent at the same time also higher size classes of soil fauna, e.g. the meso-, macro- and megafauna. Establishment of certain groups of soil animals depends on the successional stage. Animal groups which occur in the later successional stages cannot live in less developed earlier stages for purely eco-physiological reasons. Soil animals are not a passive component of succession, they change actively soil microstructure, humus form and soil type and thus push succession actively forward. The phenomenon of succession is not connected only with plants or animals or with the succession of soil types — succession takes its course dynamically in the whole ecosystem.

Literatur

Bödvarsson, H., 1966. Collembola from southeastern Iceland including material from the margin of a receding glacier. Opusc. Ent. **31**, 221—253.

Braun-Blanquet, J., und H. Jenny, 1926. Vegetations-Entwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. Denkschrift Schweiz. naturforsch. Ges., Zürich, 63/2.

Clements, F. E., 1916. Plant succession. An analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. of Washington, Publ. **242**, 3—179, 182—183 and 423—442.

Janetschek, H., 1949. Tierische Sukzessionen auf hochalpinem Neuland. Ber. Naturwiss. Med. Ver. Innsbruck, 48—49, 1—215.

Kubiëna, W., 1948. Entwicklungslehre des Bodens. Springer Verl., Wien.

Kubiëna, W., 1953. Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas. Funke Verl., Stuttgart.

Kubíková, J., and J. Rusek, 1976. Development of xerothermic rendzinas. A study in ecology and soil microstructure. Rozpravy ČSAV, řada mat. přír. věd **86** (6), 1—79 + 16 Plts.

Kühnelt, W., 1950. Bodenbiologie mit besonderer Berücksichtigung der Tierwelt. Wien. 368 pp.

Lack, D., 1951. Population ecology in birds. Proc. 10th Int. Ornith. Congr. Uppsala, 409—448.

Moravec, J., 1969. Succession of plant communities and soil development. Folia Geobot. Phytotax. **4**, 133—164.

Murphy, D. H., 1955. Long-term changes in collembolan populations with special reference to moorland soils. In: D. K. Mc E. Kevan (Ed.). Soil Zoology. 157—166.

Pallmann, H., und P. Hafter, 1933. Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im Oberengadin mit besonderer Berücksichtigung der Zwergstrauchgesellschaften der Ordnung Rhodoreto-Vaccinietalia. Ber. Schweiz. bot. Ges., Basel et Geneva, **42**, 357—466.

Penth, M., 1952. Zur Ökologie der Heteropteren des Mainzer Sandes. Zool. Jahrb. (Syst.) **81**, 91—121.

Stebaev, I. V., 1958. Životnoe naselenie pervičnych naskal'nych počv i ego rol' v počvoobrazovanii. Zool. Žurn. **37**, 10, 1433—1448.

Tansley, A. G., 1929. Succession: the concept and its values. Proc. internat. Congr. Plant Sci., Ithaca (New York, 1926) 677—686.

Whittaker, R. H., 1953. A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern. Ecol. Monogr. **23**, 41—78.

Anschrift des Autors: Dr. Josef Rusek, Entomologický ústav, ČSAV, Viničná 7, ČS - 12800 Praha 2, ČSSR.